ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

Die »Kohleschicht« im Perikarp der Kompositen

von

Dr. **T. F. Hanausek,**

k. k. Gymnasialdirektor in Krems a. d. Donau.

(Mit 2 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 10. Jänner 1907.)

Einleitung.

Im Perikarp verschiedener Kompositen kann man eine tiefbraune oder schwarze, opake, in den meisten Fällen vielfach unterbrochene Schicht beobachten, deren Masse sich gegen die Einwirkung der meisten chemischen Reagenzien gänzlich indifferent zeigt. In der Längsansicht bietet sie ein sehr eigentümliches Bild eines von anastomosierenden Strängen dargestellten Netzes (Fig. 11), wobei die Längsstränge mächtiger als die Querstränge sind oder umgekehrt die stärkeren Querstränge eine Art dichter Querstreifung hervorrufen (z. B. bei *Sclerocarpus*); in einem bisher einzigen Falle (bei *Tagetes*) bildet sie eine Tapete von parallel gestellten schmalen rechteckigen Platten, die durch sehr schmale lichte Zwischenräume voneinander getrennt sind (Fig. 4, *a*).

Eine andere charakteristische Eigenschaft dieser Schicht rücksichtlich ihres Vorkommens ist in ihrer Abhängigkeit von einer bestimmten Gewebegruppe gelegen. Immer tritt sie an der Außenseite des mechanischen Gewebeteiles der Fruchtwand, der Bastzellbündel auf und füllt einen Raum aus, der zwischen diesen und dem von der Oberhaut überlagerten Parenchym oder der Oberhaut selbst gelegen ist; in letzterem Falle ist das ursprünglich vorhanden gewesene Hypoderma als solches nicht mehr zu beobachten. Daß diese bestimmte

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Lokalisierung auf einen genetischen Zusammenhang mit den genannten Geweben hinweist, ist einleuchtend. Wieder nur in einem Falle (bei *Sclerocarpus*) findet man die schwarze Masse auch innerhalb einer Gewebegruppe (Fig. 5, *k'*), was für die Entwicklung derselben von besonderer Bedeutung ist.

Das Vorkommen von tiefbraunen oder schwarzen, als Pigment oder als Sekret bezeichneten Massen, die extrazellular in der Fruchtwand der Kompositen sich vorfinden, ist schon seit längerem bekannt. Eine wenn auch ziemlich ungenaue Angabe enthält die bekannte Samenkunde von Harz[1], in der es bezüglich *Helianthus* heißt, daß die unter der Oberhaut liegenden Zellen »gleich der Epidermis bei den schwarzfrüchtigen Varietäten einen dunkelschwarzen harzartigen gerbstoffreichen Farbstoff« führen; auch bei *Madia* und *Guizotia* ist Ähnliches angegeben. Viel genauer und im wesentlichen richtig ist das Vorkommen der Schicht von Pfister[2] geschildert, der außer den drei vorhin genannten Pflanzen auch noch *Carthamus* anführt. Nach diesem Beobachter ist zwischen der Hartschicht und den äußeren Schichten ein brauner, in Kali, Chromsäure, Schwefelsäure und Schulze'schem Reagens unlöslicher Farbstoff gelagert, der der Außenseite der Bastbündel ein charakteristisches schildpattähnliches Aussehen gibt. Eine Anmerkung zu dieser Stelle besagt: »Die interzellulare Lagerung dieser pechartigen Masse tritt besonders bei *Carthamus* klar hervor, wo sie sich zwischen zwei sklerenchymatischen Schichten befindet und die Lücken der Zellen genau ausfüllt.« Die Längsansicht bei *Guizotia* ist abgebildet in König, Untersuchungen landwirtschaftlich und gewerblich wichtiger Stoffe, p. 309, Fig. 81. Tschirch[3] sah diese Schicht im Fruchtknoten von *Arnica montana*, wo »zwischen der Bastzellzone und der Parenchymzellreihe in dem Interzellularspalte ein eigentümliches braunschwarzes, in

---

[1] C. O. Harz, Landwirtsch. Samenkunde, 1885, 2. Bd., p. 851.

[2] Rudolf Pfister, Ölliefernde Kompositenfrüchte. Landwirtsch. Versuchsstationen, 1894, XLIII, Abhandlung 9. — Die Anatomie der Helianthusfrucht ist ebendaselbst, p. 253 von Prof. Kosutany bearbeitet.

[3] Tschirch und Oesterle, Anatomischer Atlas. Leipzig 1900, p. 273 und Taf. 62, Fig. 24 bis 26.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Alkohol, Wasser, Chloral unlösliches Sekret« sich befindet, »das oft den ganzen Interzellularraum erfüllt und von der Fläche betrachtet merkwürdige dendritisch verzweigte Bildungen darstellt«. Von den übrigen älteren mir bekannten Schriften, die sich mit dem Bau der Kompositenfrucht beschäftigen, wie die Arbeiten von Kraus[1], Heineck[2] u. a. berührt keine diese Schicht. Im Jahre 1902 habe ich das Vorkommen derselben in *Helianthus*[3] ausführlich beschrieben und die Ansicht ausgesprochen, daß sie eine kohlige Substanz enthalte und die Folge eines Humifikationsprozesses sei. Drei Jahre später hat C. L. Gerdts,[4] ohne von meiner Arbeit Kenntnis genommen zu haben, in drei Kompositenfrüchten *(Coreopsis, Rudbeckia, Arnica)* diese Schicht nachgewiesen und ihre Masse ebenfalls als Kohle angesprochen.

I. Chemische Zusammensetzung.

In meiner Abhandlung über *Helianthus* findet sich die Angabe, daß die schwarze Masse »eine ganz außerordentliche Resistenz gegen die angewandten Reagenzien zeigt, denn sie ist weder in Wasser noch in den bekannten harzlösenden Körpern, weder in Alkalien noch in Säuren löslich und erfährt nur durch längeres Kochen in letzteren eine Aufhellung; sie ist demnach weder gummi- noch harzartiger Natur«. Gerdts[5] hat die schwarze Masse der *Arnica*-Frucht mit einer größeren Anzahl von Lösungsmitteln (durch Einlegen der Schnitte über acht Tage unter stetiger Erneuerung der betreffenden Flüssigkeit) behandelt, auf Indigo geprüft und schließlich die Zerstörung durch Chlorzink und Schwefelsäure und durch rauchende Schwefelsäure versucht; es erfolgte weder eine Lösung,

[1] Gr. Kraus, Über den Bau trockener Perikarpien. Inaug.-Diss., Leipzig 1866, p. 61.

[2] O. Heineck, Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues der Fruchtschale der Kompositen. Inaug.-Diss., Gießen 1890.

[3] T. F. Hanausek, Zur Entwicklungsgeschichte des Perikarps von *Helianthus annuus*. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., 1902, Bd. XX, p. 449.

[4] Carl Ludwig Gerdts, Bau und Entwicklung der Kompositenfrucht mit besonderer Berücksichtigung der offizinellen Arten. Inaug.-Diss., Bern 1905 (Leipzig), p. 55.

[5] Gerdts, l. c., p. 55 bis 56.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

beziehungsweise Blaufärbung noch eine Zersetzung oder Zerstörung der Masse. Er kommt somit zu dem Schlusse, daß es sich nur um Kohle oder kohlehaltige Kieselsäure handeln könne. Aus dem Aschenskelett der Schnitte schließt Gerdts,[1] »daß das schwarze Sekret, das bei der Veraschung verschwindet, aus Kohle besteht, die allenfalls anorganische Salze, vielleicht ein Calciumsalz, Kieselsäure o. dgl. enthält.«

Bisher ist das Vorkommen von kohleartigen oder Humussubstanzen in Teilen der lebenden Pflanze nicht einwandfrei nachgewiesen worden. Bekanntlich hat man die Bildung des Kernholzes einem Humifikationsprozeß zugeschrieben. Molisch[2] hat die Anwesenheit von Humuskörpern im Kernholze der echten Ebenhölzer nachzuweisen versucht: Nach ihm sind im Kernholze der *Diospyros*-Arten Humussäuren und Humuskohle vorhanden, durch einen langsamen Verwesungsprozeß erzeugt, der die Holzfaser und die eingelagerte Gummisubstanz verändert; nebst dem Inhaltsstoff der Zellen (Gummi) verfällt auch die Zellwand der Humifizierung. »Die Libriformfasern sind dickwandig; je mehr Gummi sie im Lumen aufspeichern, umso dünnwandiger werden sie. Im mazerierten Material nimmt man kleine tropfenartige Gebilde wahr, wie ich sie in den Gefäßen beschrieben; es scheinen daher auch bei diesen Elementarorganen die jüngeren inneren Schichten das Material für Gummi zu liefern« (Molisch). Auch Belohoubek[3] schließt sich dieser Anschauung an, er spricht von Reduktionsprozessen, die zur echten Karbonisation führen; der in Kalilauge unlösliche Teil des Kernstoffes stellt die Kohle dar.

Gewichtige Bedenken gegen die Meinung, daß im Kernstoffe Humuskörper vertreten seien, bringt Edmund Praël[4] vor. Er sagt p. 71: »Der hier behauptete Fall, daß ‚die Bildung

---

[1] L. c., p. 57.

[2] Molisch, Vergleichende Anatomie des Holzes der Ebenaceen und ihrer Verwandten. Diese Sitzungsber., Abt. I, Juliheft 1879, p. 14 bis 15 des Separatabdruckes.

[3] Sitzungsber. d. königl. böhm. Gesellsch. d. Wiss., Prag 1883, p. 384.

[4] Edmund Praël, Vergleichende Untersuchungen über Schutz- und Kernholz der Laubhölzer. Inaug.-Diss., Rostock 1888 (Berlin).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

von Kohle, die Karbonisation pflanzlicher Stoffe physiologisch in einer lebenden Pflanze vor sich gehe', muß in hohem Grade auffallend und bedenklich erscheinen; welch' ungeheure Energie muß dazu erforderlich sein, Gummi (denn das ist nach Molisch jene Muttersubstanz) zu elementarem Kohlenstoff zu reduzieren, $(C_6H_{10}O_5)_n$ zu C! Und zumal innerhalb eines einzigen Jahres! (Erscheint doch die Ausfüllung im letzten Jahresringe des Splintes noch hellgelb, im ersten Kernholzring aber bereits kohlig!) Von dieser großen Unwahrscheinlichkeit abgesehen, scheint es mir auch in Hinblick auf das von mir beobachtete chemische Verhalten der Inhaltsmasse des Ebenholzes ausgeschlossen, dieselbe als »Kohle« zusammen mit »Humussäuren« anzusprechen. Für beweisend möchte ich besonders das Verhalten gegenüber Kaliumchlorat und verdünnter HCl halten; durch diese Mischung wurde nämlich der schwarze Inhaltsstoff der verschiedenen Ebenhölzer . . . . . entfärbt (oder vielmehr, er zeigte jetzt die gelbe Farbe und überhaupt die ganze Erscheinung des homogenen gelben Gummi im älteren Splint) und alkohollöslich gemacht. . . . . Ich sehe in dem schwarzen Inhaltsstoff des Kerns der Ebenhölzer lediglich das so verbreitete Schutzgummi, das hier nur durch einen auch in den Zellmembranen vorhandenen, sehr dunklen resistenten Farb- oder ähnlichen Stoff tingiert ist.« Praël meint auch, daß wirkliche Kohle durch die Behandlung mit $KClO_3$ und HCl nicht entfärbt werde. Daß diese Anschauung aber nicht richtig ist, wird unten dargetan werden. Hier möchte ich nur bemerken, daß das, was Praël über die ungeheure Energie sagt, die zur Reduktion des Gummi zu Kohlenstoff nötig sei, nicht gar so unwahrscheinlich sei, wenn man gegenüberhält, welche ungeheuren Energien die Pflanze im Assimilationsprozesse, also bei der Umwandlung anorganischer in organische Materie, und zwar in kürzesten Zeiträumen oder beim Wachstum der generativen Organe aufwendet.

In neuerer Zeit hat sich Alfred Will[1] mit dieser Frage beschäftigt. Auch dieser Forscher bestreitet die kohlige Natur

[1] Alfred Will, Beiträge zur Kenntnis von Kern- und Wundholz. Inaug.-Diss., Bern 1899.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

des Kernstoffes der Ebenhölzer und hält die schwarze Masse für das sogenannte Holzgummi, das von Thomsen[1] aufgefunden und dessen Eigenschaften durch die Untersuchungen von Koch[2] näher bekannt geworden sind; Will bezeichnet allerdings nur die Grundlage der Masse als Gummi, die schwarze Farbe werde durch einen besonderen Farbstoff bedingt; darüber lautet die Äußerung Will's[3] folgendermaßen: »Die Inhaltsstoffe des Kernholzes (von *Diospyros Ebenum*) bilden sich auf ganz gleiche Weise wie diejenigen der übrigen Farbhölzer« (nämlich aus einer »inneren Haut«, die, vom Plasma gebildet, sich der innersten Seite der Zellmembran enge anlagert). »Wenn sie sich hiegegen durch ihre schwarze Farbe und ihre schwere Löslichkeit etwas stärker abheben, so ist dies lediglich nur in einer sekundär erfolgten, resistenten Farbstoffeinlagerung zu suchen und nicht auf eine Humifikation (Molisch) oder Karbonisation (Belohoubek) zurückzuführen«.

Wir sehen, daß von diesen beiden Autoren ein »dunkler, resistenter Farbstoff« als die Ursache der schwarzen Farbe angegeben wird, keiner aber kann angeben, was denn dieser dunkle Farbstoff eigentlich sei. Ebenso übereinstimmend lautet bei beiden Forschern die Angabe über die »Resistenz«, d. h. also über die Reaktionsunfähigkeit des Farbstoffes, seine Widerstandskraft gegen so zahlreiche und energisch wirkende chemische Angriffsmittel, ja es gelingt nach Will[4] nicht einmal, auf das Gummi so einzuwirken, daß man durch Oxydation Schleimsäure erhält. Ich habe nicht die Überzeugung, daß es den genannten Autoren vollständig gelungen ist, die Annahmen von Molisch zu widerlegen; es bleibt

[1] Journ. f. prakt. Chemie, Neue Folge 1879, Bd. 19, p. 146 bis 168 (Chemische Untersuchung über die Zusammensetzung des Holzes. — Holzgummi ist in Wasser unlöslich, gekocht liefert es eine sauer reagierende Lösung, Natronlauge löst es bei gewöhnlicher Temperatur, mit verdünnter Säure gekocht wird es in Alkohol löslich).

[2] Friedrich Koch, Experimentelle Prüfung des Holzgummi und dessen Verbreitung im Pflanzenreiche. Unters. a. d. pharm. Institute d. Univ. Dorpat. Pharm. Zeitschr. f. Rußland, 1886, Nr. 38 bis 47.

[3] Will, l. c., p. 83.

[4] Will, l. c., p. 75.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

immer noch ein Rest (z. B. das Dunkel des dunklen Farbstoffes), der von ihnen nicht erklärt worden ist.

Wenn es sich nun auch in der vorliegenden Arbeit um ein ganz anderes Untersuchungsobjekt — nämlich um das Kompositenperikarp — handelt, so erschien es mir doch von größter Bedeutung, die Kernstofffrage der Ebenhölzer hier anzuführen, da ja bei beiden Arbeitsgebieten ein und dasselbe Problem — das Vorkommen einer angeblich kohligen Substanz — zu lösen ist. Es läßt sich auch daraus ersehen, daß es nicht angeht, einer schwarzen Substanz ohneweiters, auch wenn sie in den bekannten gummi- und harzlösenden Mitteln unlöslich ist, einen Inhalt kohliger Natur zuzuschreiben.

Nun liegt aber eine Abhandlung von J. Wiesner[1] aus dem Jahre 1892 über den mikroskopischen Nachweis der Kohle vor, die sowohl den vorher genannten Autoren als auch mir entgangen war. Wiesner hatte das Problem gewissermaßen von der entgegengesetzten Seite aufgefaßt — die übrigens auch durch die Veranlassung zu dieser Untersuchung (Studium des schwarzen Lungenpigmentes) gegeben war — und die Einwirkung eines bestimmten Oxydationsmittels auf die verschiedenen Arten der Kohle (Braun-, Stein-, Holzkohle, Ruß, Anthracit, Graphit, amorpher Kohlenstoff) studiert. Als bestes Reagens erwies sich nun das von demselben Autor[2] in die Pflanzenanatomie eingeführte Gemisch starker Chromsäure mit Schwefelsäure, im folgenden kurz als Chromsäure bezeichnet, dessen außerordentlich kräftig

---

[1] J. Wiesner, Über den mikroskopischen Nachweis der Kohle in ihren verschiedenen Formen und über die Übereinstimmung des Lungenpigments mit der Rußkohle. Diese Sitzungsber., Bd. 101, Abt. I, 1892, p. 379 ff. — Diese für meine Untersuchungen so überaus wichtige Abhandlung habe ich erst kennengelernt, nachdem meine Arbeit bereits abgeschlossen war. Meine in dem vierten Kapitel angeführten Erörterungen und Folgerungen waren ohne Kenntnis dieser Abhandlung niedergeschrieben und erhalten durch die Übereinstimmung der Beobachtungen Wiesner's (an der Holzkohle) mit meinen Befunden eine höchst wertvolle Bestätigung. Die Ergebnisse meiner Versuche mit der Chromsäure wurden nachträglich an den betreffenden Stellen eingefügt.

[2] J. Wiesner, Einleitung in die technische Mikroskopie. Wien 1867, p. 38, Anmerkung 1.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

oxydierender Wirkung keine Pflanzen- und Tierzelle widerstehen kann. Die Anwendung der Chromsäure bietet daher zugleich den großen Vorteil, aus einem mikroskopischen Präparate alle organisierten Bestandteile, sofern es sich um die Beobachtung des zurückbleibenden unlöslichen Materials handelt, ausschalten zu können.

Es sollen nun aus der Abhandlung Wiesner's jene Punkte herausgehoben werden, die für die vorliegende Arbeit von besonderer Bedeutung sind. Wiesner fand, daß der wesentliche Bestandteil der Braunkohle ein brauner, durchscheinender Körper sei, der durch die Einwirkung der Chromsäure farblos wird; die farblos gewordenen Teilchen bilden einen Gewebedetritus, der die Reaktionen der Zellulose zeigt. Alle übrigen Kohlearten enthalten nur eine geringe Menge einer durch Chromsäure leicht oxydierbaren Substanz, die die Farbe des Reagens zuerst in Braun, dann in Grün umwandelt. Der Rückstand verhält sich so wie amorpher Kohlenstoff und wird durch Chromsäure nur außerordentlich langsam angegriffen. Dieser Rückstand besteht aus schwarzen undurchsichtigen Partikeln. — In der Steinkohle treten neben diesen schwarzen Teilchen braune oder rotbraune von dreierlei Art auf, und zwar schmelzbare, als Harze zu bezeichnende Anteile, ferner »Körper, welche sich genau so wie Braunkohle verhalten, also nach Einwirkung von Chromsäure einen Gewebedetritus geben, welcher aus Zellulose besteht« und endlich Körper, die von Chromsäure nach und nach gelöst werden (übereinstimmend mit den im Anthrazit vorkommenden Körnchen). Die Beobachtungen Wiesner's an der Holzkohle sind folgende: Die bei niederer Temperatur gewonnene braune Holzkohle, sogenannte Rotkohle (mit geringem Kohlenstoffgehalt) »wird durch Chromsäure vollkommen zerstört. In einem bestimmten Stadium der Chromsäureeinwirkung bleibt Zellulose in Form wohlerhaltenen Holzgewebes zurück, welche vor der Zerstörung lange dunkle Fäden (Reste von Außenhäuten) und zarte Ringe (äußerste Grenzen der Tüpfel) erkennen lassen, wodurch eine Unterscheidung von Braunkohle ermöglicht wird. Schwarzkohle (schwarze [bei höherer Temperatur gewonnene] Holzkohle) wird, abgesehen von

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

kleinen Mengen leicht oxydierbarer Substanz, im Reagens fast gar nicht angegriffen«.[1]

Bei der geringen Menge der schwarzen Masse in den Kompositenfrüchten und der außerordentlichen Schwierigkeit, sie zu isolieren, lassen sich damit makrochemische Versuche wie beim Ebenholz nicht anstellen. Es bleibt also nur die mikrochemische Untersuchung übrig und die zahlreichen von mir ausgeführten mikrochemischen Versuche lassen die in den reifen Früchten enthaltene schwarze Masse als einen Körper erkennen, dessen quantitativ wichtigster Bestandteil gegen chemische Einwirkungen die allergrößte Resistenz zeigt.

Die schwarze Masse ist weder in Alkalien noch in Säuren löslich oder zersetzbar. In Bezug auf den Versuch Praël's mit $KClO_3$ und HCl will ich folgendes anführen. Während durch Behandlung mit diesen Reagenzien der Kernstoff des Ebenholzes entfärbt werde, sei dies, so meint Praël, mit wirklicher Kohle nicht der Fall. Dies gilt aber für Braunkohle nicht. Ich habe Lignit mit den genannten Stoffen digeriert und fand ihn in kurzer Zeit so aufgehellt, daß das Objekt im Mikroskop nur mehr blaßgelb erschien und die Holzelemente deutlich erkennen ließ; in den Tracheiden und Markstrahlzellen fanden sich große rotbraune Tropfen vor. Da nun Lignit zweifellos humifiziertes Holz darstellt, so wäre also die Aufhellung in $KClO_3$ und HCl kein Beweis gegen Humuskörper und Humuskohle. Aber selbst diese Veränderung tritt in der schwarzen Masse der Kompositenfrucht nicht auf; ich habe sie (von *Tagetes*-Früchten, in denen sie in pechschwarzen Platten vorkommt) damit digeriert, auch gekocht, ohne je eine Aufhellung oder Lösung beobachten zu können. Wie sehr sie sich von einem wirklichen Pflanzenfarbstoff unterscheidet, läßt sich aus folgender Tatsache dartun. *Tagetes*-Früchte (wie

---

[1] Wiesner, Über den mikroskopischen Nachweis etc., p. 39 des Separatabdruckes.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

überhaupt sehr viele Kompositenfrüchte) besitzen eigentümliche zweispitzige, gerade Doppelhaare, sogenannte Zwillingshaare, die an der Frucht nach aufwärts, dem Scheitel zu, gerichtet sind und wohl das Festhalten der Frucht in dem Erdboden (bei der Keimung) bewirken sollen. Diese Haare enthalten einen tiefbraunen Farbstoff, der im Mikroskope dasselbe Aussehen hat wie die dünnen braunen Lagen der Masse, z. B. an der Basis der Frucht. Werden nun Präparate nach dem von Praël angegebenen Verfahren behandelt, so verschwindet der Farbstoff in den Haaren gänzlich, die Haare sind farblos geworden, während die Platten der schwarzen Masse unverändert geblieben sind.

Bemerkenswert ist auch die Einwirkung der konzentrierten Salpetersäure auf die schwarze Masse. Wie Will (l. c. p. 81) angibt, zeigten Schnitte des Kernholzes von *Diospyros Ebenum*, die drei Tage in konzentrierter Salpetersäure gelegen hatten, den größten Teil der Ausfüllungen, ausgenommen die der Gefäße, gelöst oder mindestens entfärbt. »Werden dünne Schnitte der längeren Einwirkung von konzentrierter Salpetersäure ausgesetzt, so entfärbt sich das bräunliche Zellgewebe mit den schwarzen Zellinhaltsstoffen in Hellgelb unter teilweiser Zerteilung des Sekretes und wohl auch teilweiser Lösung.« *Tagetes*-Früchte und dünne Schnitte davon zeigten nach wochenlangem Liegen in konzentrierter Salpetersäure keine Aufhellung oder Lösung der schwarzen Masse; diese blieb unverändert, ließ sich von den ganz mürbe gewordenen Geweben in starren, kantigen Bruchstücken ablösen und war bei gehöriger Dicke gänzlich undurchsichtig, pechschwarz, in dünnen Stücken (von der Basis der Frucht) braun durchscheinend. Kocht man einen dieser Schnitte, nachdem die Säure durch Auswaschen entfernt worden ist, in verdünnter oder in starker Kalilauge, so tritt auch jetzt keine Veränderung ein; mitunter ist eine schwache Bräunung der Lauge zu beobachten (wie beim Kochen der Braunkohle mit Lauge).

Von ausschlaggebender Bedeutung erschien mir nun die Einwirkung der Chromsäure nach Wiesner's Methode. Ich habe sie an den Früchten von *Tagetes, Helianthus, Xanthium*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

und *Sclerocarpus* beobachtet. Längs- und Querschnitte wurden teils auf dem Objektträger, teils im Schälchen (ganze Früchte in der Flasche) in Chromsäure suspendiert; sehr bald trat Blasenbildung auf, im Verlauf von mehreren Stunden waren alle Gewebe, die sich an dem Schnitte befanden, und alle Farbstoffe nach Braun-, beziehungsweise Grünfärbung des Reagens zerstört und verschwunden und nur die schwarze Masse war zurückgeblieben; auch nach mehrwöchentlichem Liegen in Chromsäure zeigen sich an den schwarzen Netzen und Platten nur sehr geringe Veränderungen. Von den so behandelten *Tagetes*-Früchten bleiben nur die schwarzen Platten, die sich gegen die Fruchtbasis in braune anastomosierende Streifen auflösen, und diese Streifen zurück; sehr eigentümlich ist das Aussehen der schwarzen Platten ohne Vergrößerung; sie erscheinen in der Flüssigkeit dem freien Auge als schwarze haarartige Fasern; mitunter lösen sich diese Platten in Einzelfasern auf, entsprechend den darunter liegenden (nunmehr aber verschwundenen) Bastfasernzellen, ohne sich aufzuhellen; nur die weit dünneren braunen durchscheinenden Stränge an der Fruchtbasis hellen sich etwas auf und eine dreiwöchentliche Einwirkung der Chromsäure verursacht ein leichtes Verquellen der dünnsten Partien. Ebensolange behandelte zarte bräunliche Häute mit den daraufliegenden dendritischen Strängen von *Tagetes*-Fruchtknoten zeigen nahezu gar keine Änderung.

Man kann also annehmen, daß sich die schwarzen gänzlich undurchsichtigen Teile wie die schwarze Holzkohle oder amorpher Kohlenstoff, die braunen wie die braunen Körnchen in der Steinkohle oder im Anthrazit verhalten.

Das zarte, überraschend schöne Netz von *Xanthium* erweist sich in Chromsäure gleichfalls als höchst resistent; nach mehrwöchentlichem Liegen in dem Reagens findet man nebst den schwarzen ganz undurchsichtigen, also unveränderten Partien solche, die etwas aufgehellt worden sind, ja in kleinen Fädchen ganz farblos erscheinen; diese farblosen Teile reagieren aber nicht auf Zellulose. Die dünnsten Netzfädchen beginnen nach etwa sieben- bis achttägiger Einwirkung der Chromsäure gewissermaßen abzuschmelzen, also noch dünner und zarter

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zu werden, wobei aber ein Verquellen wie bei *Tagetes* oder *Helianthus* nicht stattfindet; bisher aber konnte eine vollständige Lösung der aufgehellten und farblosen Fäden nicht beobachtet werden. Ein gleiches Verhalten weist das durch die starken Querstränge charakterisierte schwarze Netz von *Sclerocarpus* auf.

Bei *Helianthus* tritt ein Verquellen ein, indem die im unversehrten Netze als Lücken erscheinenden Stellen von einer hellbräunlichen, in der Mitte der ehemaligen Lücke selbst farblosen Masse ausgefüllt werden, die Kreuzungsstellen der Stränge bleiben schwarz. Außerdem ist aber das ganze Netz von sehr kleinen, teils rundlichen, teils dreikantigen oder nach einer Seite spitz zulaufenden Löchern durchbrochen, die von den Zäpfchen der Bastfasern herrühren; sie bieten sehr häufig einen sehr scharfen negativen Abdruck der Zäpfchen dar.

Von einer Zerstörung, Auflösung oder sonstigen bedeutenden Veränderung der schwarzen Masse durch die Chromsäure kann nach den mitgeteilten Beobachtungen nicht die Rede sein.

Auf Anregung des Herrn Hofrates Wiesner[1] habe ich noch die Wirkung der Fäulnis auf die schwarze Masse studiert. Die schwarzen Platten von *Tagetes* zeigten sich in dem von Bakterien, Pilzmykelien, zerfallenen Geweben und sonstigem Detritus gebildeten Breie gänzlich unverändert. Eine Zerstörung der schwarzen Masse wird nur durch die Verbrennung herbeigeführt.

Die beispiellose Widerstandsfähigkeit der schwarzen Masse gegen die Einwirkung lösender, oxydierender und sonstwie aufschließender Körper berechtigt zu der Annahme, daß die schwarze Masse eine der Kohle nahe verwandte Substanz enthalte und daß ihr ein sehr hoher Kohlenstoffgehalt zukommen müsse.

---

[1] Ich fühle mich verpflichtet, Herrn Hofrat Wiesner für das Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht, und für die wertvolle Unterstützung, die er mir hiebei zu teil werden ließ, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

II. Verbreitung und Vorkommen.

Es wurden die Früchte oder, wenn diese nicht vorhanden, die abgeblühten Fruchtknoten von 34 Kompositengattungen aus nahezu allen Tribus auf das Vorkommen der schwarzen Masse geprüft. Bisher habe ich das Vorkommen derselben in 13 Gattungen feststellen können; es dürfte wohl als eine generelle Eigenschaft angesehen werden, da z. B. drei untersuchte *Xanthium*-Arten die Masse besitzen. Auf einen Umstand muß ich aber besonders hinweisen. Nicht alle Exemplare der Frucht einer Kompositenart, die zu den 13 Gattungen gehört, enthalten die Masse. In zahlreichen beinweißen *Helianthus*-Früchten habe ich sie vergebens gesucht; ebenso fehlt sie nicht selten in den graugestreiften Formen, denn — und das muß auch noch betont werden — mit der Färbung der Fruchtschale von *Helianthus* hat die Masse nichts zu tun. Schwarze *Helianthus*-Früchte haben ein Pigment in der Oberhaut und dem Hypoderma, das im Mikroskop als brauner Zellinhalt erscheint und die schwarze Färbung der Fruchtschale verursacht. Bei *Tagetes* werden die Früchte allerdings durch die schwarzen Platten gefärbt, nichtsdestoweniger kann in den Epidermiszellen ein besonderes Pigment vorhanden sein. Wie sehr sich dieses Pigment nach seiner stofflichen Zusammensetzung von der schwarzen Masse unterscheidet, wurde im vorigen Kapitel erörtert.

Ob nun alle Früchte eines Korbes oder einer und derselben Mutterpflanze die schwarze Schicht besitzen oder ob sie bei einigen Früchten desselben Blütenstandes ausgebildet ist, bei anderen fehlt, bleibt noch zu untersuchen. Bei *Helianthus* habe ich im Jahre 1902 in zahlreichen Früchten einer Pflanze das Vorkommen konstatieren können.

Wenn also nur 13 Gattungen als solche genannt werden können, die die schwarze Schicht führen, so soll damit nicht behauptet sein, daß sie den übrigen 21 Gattungen, die ich geprüft habe, definitiv fehlt. Erst wenn Früchte verschiedener Pflanzen und verschiedener Jahrgänge derselben Art untersucht worden sind, kann eine bestimmte Aussage gemacht werden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die folgende nach Hoffmann[1] geordnete Übersicht der die Kohleschicht führenden Kompositen zeigt, daß sie am häufigsten in der Tribus der *Heliantheae* vertreten ist. In den ersten vier Tribus (*Vernonieae*, *Eupatorieae*, *Astereae* und *Inuleae*), sowie in den *Liguliflorae* mit der 13. Tribus *Cichorieae* habe ich sie bisher nicht auffinden können.

Tribus: *Heliantheae.*

3.	Subtribus:	*Melampodinae*;	*Melampodium* (1).
4.	»	*Ambrosinae*;	*Xanthium* (2).
6.	»	*Zinninae*;	*Zinnia* (3).
7.	»	*Verbesininae*;	*Rudbeckia* (4).
			Helianthus (5).
			Sclerocarpus (6).
8.	»	*Coreopsidinae*;	*Guizotia* (7).
			Coreopsis (8).
9.	»	*Galinsoginae*;	*Galinsoga* (9).
10.	»	*Madinae*;	*Madia* (10).

Tribus: *Heleniеae.*

4.	Subtribus:	*Tagetininae*;	*Tagetes* (11).

Tribus: *Senecioneae.*

2.	Subtribus:	*Senecioninae*;	*Arnica* (12).

Tribus: *Cynareae.*

4.	Subtribus:	*Centaureinae*;	*Carthamus* (13).

Der Perikarp der hier angeführten Kompositen besitzt in dem auf verschiedene Weise entwickelten mechanischen Gewebe, den Bastfaserbündeln, einen Apparat für Festigkeit gegen Zug und Druck und gegen das Biegen. An den Früchten, deren Perikarp zugleich auch die äußerste Hülle bildet, ist dieser Festigkeitsapparat am kräftigsten entwickelt und wird meist noch von anderen sklerotischen Geweben unterstützt. Es fehlt aber auch nicht an den Früchten, die noch eine besondere äußere, von den Spreublättern oder Deckblättern

[1] Engler und Prantl, Pflanzenfamilien IV, 5, p. 118ff.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

durch Verschmelzung *(Xanthium)* oder durch Verhärtung (eines Deckblattes wie bei *Sclerocarpus* und *Melampodium*) gebildete Hülle besitzen, nur ist er dann sehr stark reduziert; die Bündel sind dann klein und enthalten wenige Bastzellen. Die Kohleschicht tritt nun, wie schon in der Einleitung angegeben wurde, stets an der der Epidermis zugewendeten Außenseite der Bündel auf und bildet in der reifen Frucht eine schwarzbraune oder pechschwarze Masse, die durch Druck (Quetschen, Zerreiben) in meist kantige, bröselige Stückchen zerbricht. Am Querschnitt erscheint sie schon bei schwacher Vergrößerung als ein dicker schwarzer, gänzlich undurchsichtiger glanzloser Streifen, der die Frucht (innerhalb der Epidermis und des hypodermatischen Gewebes) umschließt.

III. Entwicklungsgeschichte.

Tagetes und Helianthus.

Ein Querschnitt vom unteren Drittel (gegen die Basis) des Fruchtknotens von *Tagetes erectus* L. (Fig. 1) zeigt folgendes: Die Oberhaut besitzt eine überaus mächtige, kutikularisierte Außenwand *(ep)*. Die Radialwände sind kurz und die Lumina verhältnismäßig klein, nach innen zu verschmälert oder abgerundet begrenzt. Die nun folgende Zellreihe *(sep)* ist durch die kollenchymatische Entwicklung der Zellwände ausgezeichnet und zeigt die Zellumina in der radialen Richtung stärker ausgedehnt als in der tangentialen; die unmittelbar daran schließenden Parenchymzellen haben ein kleineres Lumen, aber noch kollenchymatisch verdickte Zellwände; das Kollenchym ist als ein Hypoderma zu bezeichnen, das sich in seiner weiteren Entwicklung scharf von dem Parenchym absondert. Innerhalb des Hypoderma findet man kleine Bündel von Bastfasern. Von der Kohleschicht ist noch nichts wahrzunehmen.

Ein weit älteres Stadium ist in Fig. 2 dargestellt, die einen Querschnitt etwa in der Hälfte der Frucht zeigt. Die Oberhautzellen haben sich nun nach allen Seiten entwickelt, insbesondere in der Radialachse gestreckt, die Außenwand ist noch immer auffallend stark. Was früher als ein einreihiges

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

kollenchymatisches Hypoderma erschien, ist jetzt ein sehr zartzelliges Parenchym (Fig. 2, *sep*); die Bastbündel sind mächtig geworden und haben sich ähnlich wie bei *Helianthus*[1] entwickelt. Und nun läßt sich auch das erste Auftreten der Kohleschicht erkennen. Zuerst bräunt sich die Außenseite der Bastzellen (Fig. 2, das zweite Bündel in der Mitte), dann sieht man im Querschnitt sehr dünne schwarzbraune Anlagerungen an der Bastzell-Außenwand (Fig. 2, *k*). Wie es sich tatsächlich damit verhält, kann man nur aus der Längsansicht erfahren. Fig. 3 stellt zwei Bastbündel vor, getrennt durch die Parenchymzellreihe (vergl. Fig. 2), die wie ein Markstrahl das Hypoderma mit dem Innenparenchym verbindet und den Sklereidenmantel durchbricht. Die Bastzellbündel sind der ganzen Länge und Breite nach gleichmäßig braun gefärbt; auf dieser braunen Unterlage beobachtet man unregelmäßig verlaufende, verbogene, dendritisch verzweigte, tiefbraune Stränge, deren gemeinsame Eigenschaft darin besteht, daß sie stets von dem Rande des gleichmäßig braunen Überzuges der Bastbündel entspringen; dieser Rand ist auch etwas stärker, dicker und hie und da kann man beobachten, daß er sich nicht mit dem Längsrande oder der Längskante des Bündels deckt (Fig. 3 bei *x*), sondern das letztere hell und ungefärbt darunter noch hervorsieht; es erscheint dort der braune Überzug also schmäler als die Breite des Bastbündels. Stellenweise sieht man an Querschnitten, daß das Hypoderma ganz reduziert ist und schließlich fehlt; auch das Saftleitungsparenchym kann dann fehlen und der betreffende Raum ist durch sklerosierte Zellen, beziehungsweise durch Bastzellen abgeschlossen (Fig. 2, die zwei Bündel links). Wir finden auch schon in dem ersten Stadium der Bräunung der Außenwand die am Rande entstehenden tiefbraunen Stränge, freilich noch ganz kurz und unverzweigt, aber scharf von der Unterlage abgehoben. Sie machen den Eindruck, als würden sie aus dem hiebei sich verdickenden Rande des braunen Überzuges hervorquellen, obwohl ich, wie ich ausdrücklich betone, niemals, auch nicht in dem allerersten

[1] T. F. Hanausek, Zur Entwicklungsgesch. etc., p. 451 und Taf. 21, Fig. 3.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Stadium einen anderen als den festen Aggregatzustand der braunen Stränge wahrgenommen habe.

Besonders deutlich wird diese braune Haut mit den darauf liegenden dendritisch verzweigten Strängen in dem Chromsäurepräparat. Nach 24stündigem Lagern in Chromsäure sind alle organisierten Bestandteile verschwunden, nur die braune Haut und die Stränge sind unverändert erhalten. Man sieht nun, daß die Entwicklung gegen den Fruchtscheitel zu am stärksten vorgeschritten ist, gegen die Basis aber die zartesten feinsten Anfangsstadien der braunen Haut vorhanden sind; sie sind nur mehr an der stärkeren und tiefer braunen Randleiste zu erkennen; selbst diese feinsten Partien werden durch die Chromsäure nicht zerstört. Stellenweise sieht man auch solche dickere Streifen im Längsverlaufe der braunen Haut dort, wo die gemeinsamen Außenwände der (darunter liegenden) Bastfaserzellen sich befanden und von ihnen entspringende dendritische Stränge.

Je älter nun die Frucht wird, desto zahlreicher treten die Stränge auf, es entsteht zuerst ein Netz und schließlich findet man an der reifen Frucht pechschwarze, gänzlich undurchsichtige Platten, die nur durch die schmalen Lücken, die die markstrahlähnlichen Parenchymzüge enthalten (soweit diese nicht resorbiert sind), voneinander getrennt sind (Fig. 4, *a*). So ist die Ansicht vom Scheitel der Frucht bis zum unteren Drittel; daselbst verschmälern sich die Platten und lösen sich in dünne Stränge auf, die durch rechtwinkelige kurze Anastomosen zusammenhängen (Fig. 4, *b*). Am Scheitel findet man nicht selten feine Stränge in die untersten Partien der *Pappus*-Schuppen eingedrungen, die vollkommen die Form und Größe der die Schuppen daselbst bildenden Zellen besitzen.

Das erste Auftreten der schwarzen Masse ist also im großen und ganzen gleich dem von *Helianthus*. Die eigentümlichen Zäpfchen an der Außenseite der Bastzellen bei *Helianthus*[1], die zentrifugalen Wucherungen der Zellwand, kommen bei *Tagetes* nur höchst selten vor; sie sind aber auch, wenn anders meine Anschauung über ihren Zweck richtig ist,

[1] L. c., p. 451.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gar nicht nötig. Ich sagte (l. c.), daß sie die Aufgabe hätten, die Bastbündel von dem vorgelagerten Gewebe loszulösen, um für die schwarze Masse Raum zu schaffen, da bei *Helianthus* das Hypoderm nicht nur persistiert, sondern sogar etwas sklerosiert; seine feine, überaus reichliche Tüpfelung gibt ihm, wie l. c. Fig. 7 auf Tafel 21 zeigt, ein sehr charakteristisches Gepräge. Da nun bei *Tagetes* das Hypoderma oder wie man es nennen will, nach der Zellteilung — es bilden sich nur zwei, selten stellenweise drei Zellreihen — eine regressive Entwicklung nimmt und oft ganz resorbiert oder wenigstens mechanisch zurückgedrängt wird, so ist genügend Raum für das schwarze Produkt an der Außenseite der Bastbündel vorhanden.

Die Unterschiede, die sich in der Entwicklung der Masse bei *Tagetes* und bei *Helianthus* zeigen, sind mit Berücksichtigung der Ausbildung der Gewebe folgende:

1. Bei *Helianthus* persistiert und sklerosiert das Hypoderma; bei *Tagetes* wird es nur schwach entwickelt und entweder mechanisch zusammengepreßt oder stellenweise resorbiert.

2. Bei *Helianthus* entwickeln sich an der Außenseite der Bastbündel an den Bastfaserzellen Zäpfchen, lokalisierte Zellenwandwucherungen, die bei *Tagetes* fehlen oder nur ganz ververeinzelt auftreten.

3. In dem ersten Auftreten der schwarzen Masse, der Bräunung der Außenwand der Bastzellen gibt es bei beiden Gattungen keinen Unterschied, wohl aber ist derselbe in dem Quantum der Masse zu konstatieren, indem bei *Helianthus* nur ein lückenreiches Netz, bei *Tagetes* massive, durch schmale Spalte getrennte Platten entstehen.

Sclerocarpus africanus Jacq.

Von dieser tropischen Art standen mir nur halb- und ganzreife Früchte zur Verfügung. Die Frucht von *Sclerocarpus* ist ausgezeichnet durch das bleibende und sklerosierende Spreublatt, das wie ein zweites Perikarp die Frucht einschließt und durch seine Spitze einen (falschen) Fruchtschnabel vortäuscht. Soweit sich aus dem spärlichen Material ersehen ließ, ist das erste Auftreten der schwarzen Masse von dem bei

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Helianthus nicht verschieden; in Bezug auf den anatomischen Bau des Perikarps ist hervorzuheben, daß auch das innere Parenchym sklerosiert; es entwickeln sich stark verdickte und reichlich getüpfelte, abgerundet polyedrische Sklereiden (Fig. 5, *sc'*). Von besonderer Bedeutung aber ist das Auftreten der schwarzen Masse auch innerhalb dieses Sklerenchyms; *Sclerocarpus* zeigt demnach, daß die Entstehung der Masse nicht allein an die Bastbündel oder, genauer ausgedrückt, an die Außenseite der Bastbündel und die Innenfläche des Hypodermas gebunden ist, sondern daß sie auch an anderen Orten, in anderen Gewebearten auftreten kann. Verschiedene Partien des Sklerenchyms treten von den übrigen farblosen oder gelblichen Teilen durch die braunschwarze Umhüllung der Sklereiden höchst auffallend hervor (Fig. 5, *k'*). Man beobachtet, daß eine Sklereide dicht von der Masse umhüllt ist und daß von dieser Umhüllung die schwarze Masse gewissermaßen sich fortsetzt, eine nächste Sklereide umhüllt und neue Stränge zwischen die anstoßenden Zellen einschiebt; genau dort, wo ein solcher Strang endet, kann man als seine Fortsetzung die Mittellamelle wahrnehmen. Es macht also den Eindruck, als ob es die gemeinsame Außenwand benachbarter Zellen (Mittellamelle) wäre, die sich in die schwarze Masse umsetzt, so daß eine Isolierung der Zellen erfolgen muß; ob zugleich auch die Zellmembran davon ergriffen wird, ließ sich trotz genauer Untersuchung nicht feststellen. Wie sich aus Fig. 5, *k'*, ersehen läßt, sind die Stränge sehr verschieden mächtig; an einer und derselben Zelle kann eine Seite eine starke, eine andere eine viel schwächere Anlagerung der Masse aufweisen.

Diese Art des Vorkommens scheint mir besonders geeignet zu sein, ein Licht auf die Entstehung der Masse zu werfen.

Xanthium.

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen konnten mit sehr reichlich zur Verfügung stehendem Material von *Xanthium strumarium* L. angestellt werden, von *Xanthium spinosum* L. wurden nur reife Früchte untersucht. Die Frucht von *Xanthium* ist bekanntlich von der widerhakigen, sehr harten inneren Hülle umschlossen, die zwei Fächer (mit je einer Frucht) bildet.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Diese Hülle ist für die Untersuchung insofern von besonderem Vorteile, als sie die Anfertigung guter Querschnitte — schon des Fruchtknotens — wesentlich erleichtert.

Da die Entwicklung der schwarzen Masse bei *Xanthium* in anderer Weise vor sich geht als bei den vorhin besprochenen Arten, so erscheint es zuvor notwendig, einen Überblick über den anatomischen Bau des jugendlichen Perikarps zu geben. Die Oberhaut setzt sich aus — von der Fläche gesehen — längsgestreckten, schmal polygonalen Zellen zusammen (Fig. 7), die im Querschnitt (Fig. 6, *ep*) fast rechteckig sind und eine etwas vorgewölbte, kutikularisierte Außenwand besitzen. Die Radial- und Innenwände sind sehr dünn. Unter der Oberhaut liegt eine Reihe radial gestreckter dünnwandiger Zellen, ein Hypoderma, dem sich ein Bastzellmantel, aus 2 bis 3 Zellreihen gebildet, anschließt. Das innere Parenchym (Fig. 6, *p*) zeigt eine zweifache Zusammensetzung. Zwischen mehreren Reihen kleiner Zellen liegt eine Reihe viel größerer, die aber bei fortschreitendem Wachstum der Frucht stellenweise durch dazwischen sich einschiebendes kleinzelliges Parenchym voneinander getrennt werden (Fig. 8, *p*). Den Abschluß bildet eine aus tangential gestreckten und in radialer Richtung sehr schmalen Zellen bestehende innere Epidermis. Hier soll auch noch des Baues der Samenhaut gedacht werden, da sie ihrer eigentümlichen Epidermis halber sehr bemerkenswert erscheint (Fig. 6 und 8, *B*). Die Oberhautzellen bilden bauchige Kegel, deren Basis an der Außenseite liegt, deren Spitze nach innen sieht; im erwachsenen Zustand (Fig. 8, *ep'*) buchtet sich der Kegel in der schmalen Hälfte, also in dem der Spitze näheren Teil stark ein, so daß die Zellen von der Fläche gesehen zwei Kreise, einen größeren, dem Basisteil entsprechenden und einen bedeutend kleineren, der verjüngten Abteilung angehörigen Kreis zeigen; dieser Bau hat die Bildung recht bedeutender Interzellularräume zur Folge. Vermutlich hat die Samenhautepidermis gleich den großzelligen Geweben des Perikarps der Wasseraufnahme bei der Keimung[1] zu dienen. Wird infolge

[1] Vergl. Richard Loose, Die Bedeutung der Frucht- und Samenschale der Kompositen für den ruhenden und keimenden Samen. Inaug.-Diss., Berlin 1891, p. 50 bis 55.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zu rascher Sklerosierung und Eintrocknung der Fruchthülle die freie Entwicklung und Dehnung der Epidermiszellen behindert, so verschieben sich die schmalen Partien und es entstehen Falten, wie sie in Fig. 9 abgebildet sind. Unter der Oberhaut befindet sich ein dünnwandiges, frühzeitig tangential zusammengepreßtes Parenchym; eine Aleuronzellschichte in bekannter Ausbildung schließt die Gewebefolge ab. Auf die Gefäßbündel ist hier weder bezüglich des Perikarps noch der Samenhaut Rücksicht genommen; auch die durch ihren rotbraunen Inhalt sehr auffälligen Balsamgänge sind nicht weiter erörtert.

Das erste Auftreten der Kohleschicht ist nun gänzlich von dem an *Helianthus*, *Tagetes* und *Sclerocarpus* beobachteten abweichend. Schon im Fruchtknoten findet man kleine schwarzbraune und schwarze Stückchen, und zwar teils als kurze Streifen an der Außenseite der ersten Bastzellreihe angelagert, teils als dreikantige Partikel in den kleinen Interzellularen, die zwischen dem Hypoderma und den Bastzellen sich befinden (Fig. 6). In der Flächenansicht zeigt sich deutlich, wie diese Partikel die Innenwände der Hypodermazellen umfassen. Eine Bräunung der Außenwand der Bastzellen der ersten Reihe ist nicht wahrzunehmen. Nun entsteht aber noch ein zweiter Entwicklungsherd der Kohleschicht. Es beginnen nämlich sehr bald auch die an die Epidermiszellen grenzenden (tangential verlaufenden) Wände der Hypodermazellen kleine schwarze Teilchen zu führen, die zunächst die Interzellularen erfüllen und von da aus zwischen die Zellen sich einschieben. Die Aufsicht dieser Zellen zeigt Fig. 10, die dunklen Stellen sind Kohleteilchen. Allmählich nimmt die Masse an beiden Entwicklungsstellen zu, der Querschnitt zeigt nun zwei Stränge, einen mächtigen an der Außenseite des Bastzellmantels und der Basis (inneren Tangentialwand) der Hypodermazellen, einen zweiten weit weniger starken an der Außenseite (äußeren Tangentialwand) der Hypodermazellen, also zwischen diesen und den Epidermiszellen (Fig. 8, *k* und *k'*); zugleich ist die Oberhaut durch Schrumpfung (und wohl auch durch Pressung) zusammengefallen. Ist der Prozeß genügend weit fortgeschritten, so sind die äußeren und inneren Tangential-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wände der Hypodermazellen nicht mehr zu sehen, ihre Stelle nimmt die Kohleschicht ein und diese erstreckt sich auch in die Radialwände hinein, so daß von letzteren nur mehr die mittleren Abschnitte (Fig. 8, *sep*) als farblose Zellulosestreifen erhalten geblieben sind, während ihre Anfänge (an der Epidermis- und an der Bastzellseite) durch die schwarze Masse ersetzt sind. Dieses plötzliche Aufhören der spitz vorstehenden Masse und der unmittelbar darauf folgende lichte Zellwandstreifen bieten ein sehr eigentümliches Bild. Die Flächenansicht der Kohleschicht am reifen Perikarp läßt daher zwei Lagen derselben erkennen; eine weit stärkere schwarze und eine hellere, die aus dünneren Strängen gebildet ist. In Fig. 11 ist nur die erstere gezeichnet, um nicht das Bild zu undeutlich zu machen. Die Stränge sind von sehr verschiedener Mächtigkeit, auch die dazwischen befindlichen Lücken von sehr verschiedener Größe. Besondere Beachtung verdient folgendes. Viele Lücken — also Stellen, die von der Masse freigeblieben sind — entsprechen genau den Tüpfeln der darunter liegenden Bastzellen; während die Bastzellwände größtenteils dort, wo sich keine Tüpfel befinden, von der Masse bedeckt sind, sind die Tüpfel frei davon und wenn größere Lücken vorhanden sind, so entsprechen diese beiläufig dem von der Basis der angrenzenden Hypodermazellen eingenommenen Raume. Ich will nicht bestimmt behaupten, daß die von der Masse überdeckten Stellen der Bastzellen eine Art Korrosion zeigen; der Anschein spricht allerdings dafür und in Fig. 11 soll das Bastzellenstück *sc* dies veranschaulichen.

Ich habe mich bemüht, in diesem Abschnitte in objektiver Weise den Befund meiner Untersuchungen, das Tatsächliche, das jeder Nachuntersuchung standhält, wiederzugeben. Der folgende soll theoretische Erläuterungen und Schlüsse, insoweit solche aus dem Ergebnisse der Untersuchungen gezogen werden können, enthalten.

Anhangsweise will ich hier noch das Verhalten der Kohleschicht mitteilen, das dieselbe bei der Keimung der *Helianthus*-Früchte (beziehungsweise -Samen) zeigt. Die Fruchtschale nimmt (nach längerem Verweilen) in feuchter Erde Wasser auf und wird von dem heraustretenden Wurzelchen in zwei

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Klappen zersprengt. Das sich stark streckende Hypokotyl hebt die Keimblätter mit der noch anhaftenden Schale in die Höhe, worauf die Fruchtschale wieder eintrocknet. Die Kohleschicht zeigt während dieses Prozesses stellenweise eine Zerbröckelung, eine wohl nur mechanische Zerstörung des netzförmigen Zusammenhanges; löst man die Bastzellen durch Erhitzen im Schulze'schen Gemische aus ihrem Verbande, so kann man an denjenigen, die an der Außenseite der Bündel lagern, noch deutlich den braunen Überzug und auch stärkere Auflagerungen in einzelnen schwarzen opaken Bruchstücken eng an die Zellwand angeschmiegt beobachten. Irgend eine Funktion der Schicht beim Keimungsprozeß läßt sich kaum annehmen, es müßte denn sein, daß sie die Wasseraufnahme der Fruchtschale durch die Lockerung des Gewebeverbandes unterstützt.

IV. Theoretische Erörterungen und Folgerungen.

Die in der Einleitung angeführten Arbeiten sprechen die schwarze Schicht als Sekret oder als eine Pigmentlage an. In meiner Arbeit über *Helianthus* glaubte ich auf Grund meiner Beobachtungen — Bräunung der Außenseite der äußersten Bastfaserzellen, zellige Struktur der Schicht in der Längsansicht — annehmen zu dürfen, daß die Schicht aus den Zellen selbst durch Humifikation der Zellwände hervorgehe, daß sie eine Reihe desorganisierter Zellen sei und kein Sekret; daß von einem interzellularen Sekretraum nicht die Rede sein könne und daß ein Humifikationsprozeß die Umwandlung der Zellwand in nicht organisierte Substanz bewirke.

In dieser weitgehenden Fassung kann ich meine damalige Anschauung mit Rücksicht auf das Ergebnis der gegenwärtigen Studien nicht mehr aufrecht erhalten. Eine Umwandlung der vollständigen Zelle, die hier gleichbedeutend wäre mit totaler Zerstörung der Zelle, findet nicht statt.

Wohl aber handelt es sich um die Umwandlung eines Teiles der Zellwand und dies soll durch die folgenden Erörterungen klarzulegen versucht werden.

In dem einen Falle, der durch *Tagetes* repräsentiert wird und wozu auch mit einigen nebensächlichen Abänderungen *Helianthus* und wahrscheinlich auch noch viele andere Gattungen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

(*Rudbeckia* etc.) gehören, wird das erste Auftreten der schwarzen Schicht durch die Bräunung der Außenwand der äußersten Bastfaserzellen (an der dem Hypoderm zugewendeten Seite) angezeigt. Dieser Teil der Außenwand ist aber auch zugleich ein Teil der Außenwand der korrespondierenden Seite der innersten Hypodermazellen, d. h. die gemeinsame Außenwand der beiden Zellarten, der Bastfaser- und der Hypodermazellen, die bekanntlich auch als Mittellamelle bezeichnet wird. Die Mittellamelle ist das Objekt, in dem die Bräunung vor sich geht und die Entwicklung der schwarzen Schicht ihren Anfang nimmt. Diese Folgerung habe ich, wie in der Anmerkung 1 auf p. 9 ausgeführt ist, gemacht, bevor ich die Arbeit Wiesner's über den Nachweis der Kohle gekannt hatte. Auf Seite 22 bis 23 beschreibt nun Wiesner den (künstlich herbeigeführten) Verkohlungsprozeß des Holzes, der in einer bestimmten Abhängigkeit von dem feinen histologischen Baue des Holzes fortschreitet. »Betrachtet man einen durch die Rotkohle eines Nadelholzes geführten Querschnitt, so fällt sofort auf, daß die gemeinschaftlichen Außenhäute (die Mittellamellen) der Holzzellen tiefschwarz erscheinen, während die übrige Zellhaut braun gefärbt ist. Auch an Längsschnitten, und zwar nicht weniger augenfällig, tritt dieselbe Erscheinung dem Beobachter entgegen. Verfolgt man die sukzessive fortschreitende Verkohlung, so findet man, daß dieselbe in den Außenhäuten beginnt.« Bezüglich der Einwirkung der Chromsäure bemerkt Wiesner, daß nach längerer Dauer derselben die Rotkohle einen Rückstand hinterläßt, »der nur aus gleichmäßigen langen schwarzen Fäden und schwarzen kreisförmigen Ringen besteht; erstere sind nichts anderes als die dicksten Partien der Außenhäute, nämlich jene Partien, welche dort liegen, wo vier Tracheiden sich berühren, Diese schwarzen Fäden entsprechen also genau dem, was uns im Durchschnitt als »Zwickel« entgegentritt. . . . . Diese Partien verkohlen am frühesten und enthalten, wie die Resistenz gegenüber der Chromsäure lehrt, den größten Kohlenstoffgehalt.« Demnach enthalten die Außenhäute jene Substanzen, »welche im Vergleiche zu den übrigen Zellhautpartien am leichtesten chemischen Veränderungen zugänglich sind«.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Wir sehen, daß die Analogie der Erscheinungen in den beiden Prozessen eine außerordentlich große ist. Sie wird noch deutlicher, wenn man das Auftreten der Masse innerhalb des Bastzellgewebes bei *Sclerocarpus* (Fig. 5, *k'*) und in den beiden Entstehungsherden bei *Xanthium* ins Auge faßt. Bei *Sclerocarpus* ist die Umwandlung der Mittellamelle in die schwarze Masse deutlich verfolgen. Der »Zwickel«, der Zwischenraum zwischen drei oder vier Sklerenchymzellen erscheint zuerst schwarz; von da schreitet die Umwandlung vorwärts, die dunklen Stränge dringen, bildlich gesprochen, zwischen die Zellen ein und umhüllen sie allmählich. Bei *Xanthium* findet das Gleiche statt. Wieder sind die Zwischenzellräume zuerst mit den schwarzen Stückchen erfüllt; der Umwandlungsprozeß ergreift hierauf die kurzen (in der Tangentialrichtung verlaufenden) Wände der Hypodermazellen, so daß hier also tatsächlich die Zellwände selbst in den Prozeß einbezogen werden; auch Teile der Radialwände werden durch die schwarze Masse ersetzt.

Es ist wohl im höchsten Grade wahrscheinlich, daß die zur Umwandlung bestimmten Außenhäute zuerst in einen anderen Aggregatzustand übergehen, der selbstverständlich mit einer Änderung der chemischen Konstitution verbunden ist. Ich bemerke ausdrücklich, daß ich niemals — und meine Beobachtungen umfassen einen Zeitraum von vier Jahren — die ersten Anfänge der Masse, die braune Haut und die braunen Stränge in einem anderen als im festen Zustande gesehen habe. Aber die Folgerung, daß die Außenhaut sich zuerst in einen weichen, plastischen, vielleicht gummiartigen Körper umwandelt, läßt sich nicht abweisen. Schon die verbogenen, oft aufgehäuften, gekräuselten und dendritisch verzweigten Partien der erst auftretenden braunen Stränge, besonders aber das Verschmelzen derselben zu einem Netz oder zu homogenen Platten weisen darauf hin, daß ein weicheres primäres Produkt die Grundlage des Prozesses gewesen sein muß, als es die Außenhaut ist; sie ist ja, wie Wiesner schon festgestellt hat, chemischen Veränderungen am leichtesten zugänglich. Läßt sich die Annahme eines

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

primären Produktes sicher erweisen, so muß die schwarze Masse wohl als ein Sekret angesprochen werden.

Eine intrazellulare Abstammung der schwarzen Masse kann nach dem Ergebnis meiner Untersuchungen nicht angenommen werden. Die verholzten und verdickten Bastzellen können kein Sekret nach außen senden, die Hypodermazellen haben nur einen sehr spärlichen Inhalt oder sind leer. Die zwischen den Bastbündeln befindlichen Lücken enthalten markstrahlähnliche Zellzüge, die eine Verbindung der außerhalb des Bastmantels gelegenen Gewebe mit dem inneren Parenchym bewerkstelligen, solange eine solche notwendig ist; sie sind stets ganz frei von der schwarzen Masse und haben mit der Entstehung derselben nichts zu tun. Die braunen Häute und die dunklen Stränge sind die umgewandelten Außenhäute vornehmlich der Bastfaserzellen; an der Vermehrung der erst entstandenen braunen, beziehungsweise schwarzen Masse werden sich wahrscheinlich auch noch andere Teile der Zellwand beteiligen, wie dies allerdings nur bei *Xanthium* bestimmt nachgewiesen werden konnte.

Ergebnisse.

1. Im Perikarp verschiedener Kompositen befindet sich eine aus einer braunen oder schwarzen opaken Masse bestehende Schicht. Die Masse bildet entweder ein Netz, das sich aus dichtstehenden, meist rechtwinklig gekreuzten Strängen zusammensetzt, oder sie tritt in schmalen, mit der Fruchtlängsachse parallelen rechteckigen Platten auf, die durch schmale Zwischenräume voneinander getrennt sind. In der Regel ist die Schicht am Fruchtscheitel am stärksten entwickelt.

2. Die schwarze Masse tritt in allen untersuchten Fällen an der Außenseite des Bastzellmantels des Kompositenperikarps auf; sehr selten finden sich noch andere Stellen in der Fruchtschale, an denen sie beobachtet werden kann, so bei *Sclerocarpus* innerhalb des Bastzellmantels in dem sklerenchymatischen Teile des inneren Parenchyms, bei *Xanthium* im Hypoderma der zwischen Epidermis und Bastzellmantel liegenden Gewebeschicht.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

3. Die schwarze Masse bleibt in allen gummi- und harzlösenden Flüssigkeiten gänzlich unverändert; sie ist weder in Alkalien noch in Säuren löslich oder durch diese zersetzbar; sie wird durch Kaliumchlorat und Salzsäure, durch Schulzesches Gemisch und durch konzentrierte Salpetersäure (selbst nach wochenlanger Einwirkung) nicht aufgehellt oder irgendwie verändert. Sie wird endlich auch durch das Wiesner'sche Chromsäuregemisch, das alle organisierten Objekte auflöst, nicht zerstört; nur die braunen durchscheinenden Partien der Masse werden aufgehellt, die zartesten Stränge teilweise wenigstens gelöst. Legt man ganze Früchte von *Tagetes*, *Xanthium* etc. in Chromsäure, so bleibt von diesen nach 24- bis 36stündiger Einwirkung nichts zurück als die schwarze Masse. Diese Widerstandsfähigkeit berechtigt zur Annahme, daß die schwarze Masse zum mindesten eine der Kohle nahe verwandte Substanz enthalte und daß ihr ein sehr hoher Kohlenstoffgehalt zukomme.

4. Das Vorkommen der schwarzen Masse scheint bei den Kompositen nicht selten zu sein; sie wurde in 13 Gattungen (von 34 geprüften) gefunden, wobei aber beachtet werden muß, daß sie nicht in jedem Fruchtexemplar derselben Art vorhanden ist; in den beinweißen *Helianthus*-Früchten fehlt sie häufig. Selbstverständlich darf sie nicht mit dem Pigment gefärbter Fruchtschalen verwechselt werden, das den Inhalt der Epidermis- und mitunter auch der Hypodermazellen bildet.

5. Das erste Auftreten der Schicht bei *Tagetes* und *Helianthus* wird durch die Entwicklung einer braunen Haut an der dem Hypoderm zugewendeten Außenseite der ersten Bastzellreihe angezeigt. Hierauf entstehen längs den Rändern der braunen Haut, die den Berührungsstellen zweier (darunterliegenden) Bastfaserzellen entsprechen, unregelmäßig verlaufende, hin- und hergebogene, dendritisch verzweigte braune Stränge, die immer reichlicher auftreten und sich bei *Helianthus* und wohl den meisten anderen untersuchten Früchten zu einem dichten Netze zusammenschließen, bei *Tagetes* zu homogenen, durch schmale Zwischenräume getrennten Platten verdichten. Die für *Helianthus* charakteristischen Zäpfchen an der Außenseite der Bastzellen, zentrifugale Wucherungen der Zellwand,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

kommen bei *Tagetes* nur höchst selten vor. Sie sind nach der Anschauung des Autors überhaupt nur dort notwendig, wo es sich um Lockerung und Loslösung der Bastbündel vom Hypoderm handelt, falls letzteres persistiert *(Helianthus)*, fehlen hingegen dann, wo die Lockerung der Bündel eine Folge der Reduktion des Hypoderma ist. Die Lockerung und Loslösung hätte nach dieser Auffassung den Zweck, Raum für die schwarze Schicht zu schaffen.

6. In dem Perikarp von *Sclerocarpus africanus* entsteht die kohlige Masse auch innerhalb des Bastmantels in dem sklerotischen Teile des inneren Parenchyms; die Sklereiden werden von der Masse umhüllt und das erste Auftreten der letzteren ist stets in den gemeinsamen Außenhäuten (Mittellamellen) zu beobachten. Hier kommen demnach mehrere Entwicklungszentren der schwarzen Masse vor.

7. Das Perikarp von *Xanthium strumarium* weist zwei Entstehungsherde der Schicht auf. Der erste ist der normale, die Außenseite der Bastbündel; der zweite ist in den an die Epidermiszellen grenzenden kurzen (tangential verlaufenden) Wänden der Hypodermazellen gelegen. Zuerst erfüllen sich die kleinen Interzellularen mit der schwarzen Masse, dann greift diese auf die Wände selbst über und schließlich sind die kurzen (Tangential-) Wände der Hypodermazellen gänzlich, die Radialwände nur in den anstoßenden Teilen — aber nicht in den mittleren — in die Masse umgewandelt. In der reifen Frucht sind daher am Querschnitte zwei Stränge zu sehen, ein stark entwickelter in der normalen Lage (Außenseite des Bastmantels) und ein schwächerer zwischen Epidermis und Hypoderma.

8. Eine Funktion der schwarzen Schicht beim Keimungsprozeß (von *Helianthus*) darf wohl nicht angenommen werden; es müßte denn sein, daß sie die Wasseraufnahme der Fruchtschale durch die Lockerung des Gewebeverbandes unterstützt.

9. Die im Jahre 1902 in Bezug auf *Helianthus* ausgesprochene Anschauung des Autors, daß die schwarze Schicht eine Reihe durch einen Humifikationsprozeß desorganisierter Zellen darstelle, läßt sich in dieser allgemeinen Fassung nicht aufrecht erhalten. Hingegen ergab die Untersuchung, daß der Umwandlungsprozeß in den gemeinsamen Außenhäuten (Mittel-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

lamellen) beginnt und daß diese Außenhäute das erste Material zur Bildung der Schicht abgeben. Eine augenfällige Übereinstimmung zeigt damit der (künstlich herbeigeführte) Verkohlungsprozeß des Holzes, bei dem nach den eingehenden Untersuchungen Wiesner's die Außenhäute der Holzzellen zuerst tiefschwarz werden, an ihnen also die Verkohlung ihren Anfang nimmt und nach Behandlung mit Chromsäure diese Außenhäute als schwarze Fäden ungelöst zurückbleiben.

Höchst wahrscheinlich entsteht zunächst ein primäres (vielleicht gummiartiges) Umwandlungsprodukt, wofür die ersten Formen der Stränge und ihr Zusammenschließen zu einem zusammenhängenden Netze oder zu Platten sprechen. Bei *Xanthium* konnte nachgewiesen werden, daß auch andere Teile der Zellwand sich an der Bildung der Masse beteiligen. Die physiologische Bedeutung der schwarzen Masse ist dermalen noch völlig unaufgeklärt.

Nachträgliche Bemerkung. Auch *Zinnia elegans* Jacq. führt die schwarze Masse in Gestalt eines schön entwickelten Netzes.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Text zu den Figuren.

Tagetes erectus, Fig. 1 bis 4.

Fig. 1. Partie eines Querschnittes von dem unteren Drittel (gegen die Basis) des Fruchtknotens.

Fig. 2. Querschnitt in der Hälfte der jungen Frucht.

Fig. 3. Zwei Bastbündel in der Längsansicht von der Außenseite.

Fig. 4. *a* Platten der Kohleschicht; *b* die letzten Ausläufer an der Basis der reifen Frucht.

Sclerocarpus africanus.

Fig. 5. Partie eines Längsschnittes des reifen Perikarps. Epidermis und Hypoderma sind nicht gezeichnet.

Xanthium strumarium, Fig. 6 bis 11.

Fig. 6. *A* Partie eines Querschnittes des sehr jungen Perikarps; *B* der Samenhaut.

Fig. 7. Oberhaut des Perikarps von der Fläche.

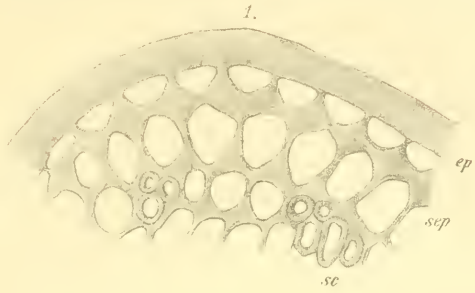
Fig. 8. *A* und *B*, wie Fig. 6, von der fast reifen Frucht.

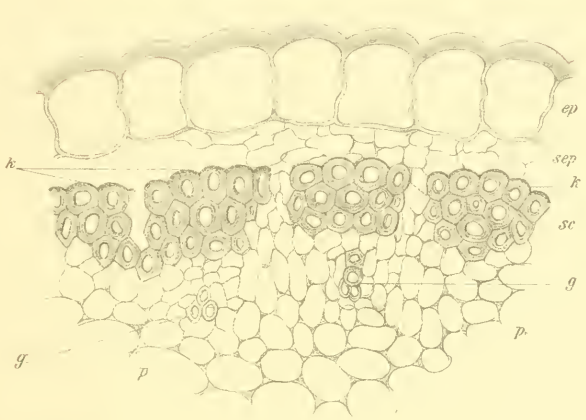
Fig. 9. Querschnitt durch die Samenhaut bei Vollreife.

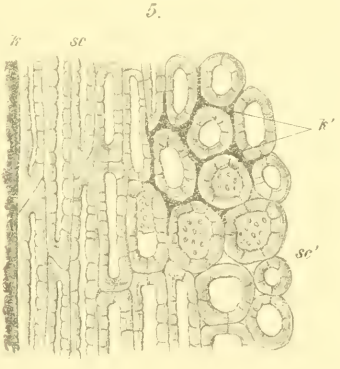
Fig. 10. Hypodermazellen von Fig. 6. *A* in der Aufsicht.

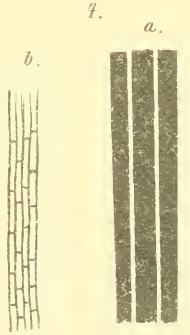
Fig. 11. Kohleschicht von der reifen Frucht, von der Fläche; *ep* Epidermis des Perikarps, beziehungsweise Fruchtknotens; *ep'* Epidermis der Samenhaut; *sep* Hypoderma; *sc* Bastzellen (beziehungsweise Bastzellmantel, Bastzellbündel); *sc'* Sklerenchym; *k*, *k'* Kohleschicht und Teile derselben; *g* Gefäßbündel; *p* inneres Parenchym des Perikarps; *m* Mittelschicht der Samenschale; *al* Aleuronschicht.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum







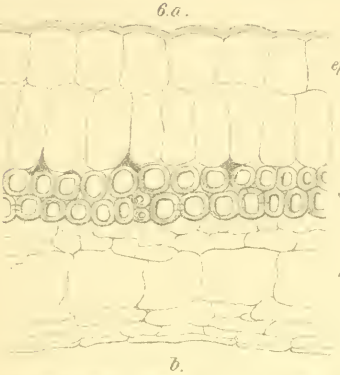


T.F. Hanausek delin. Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

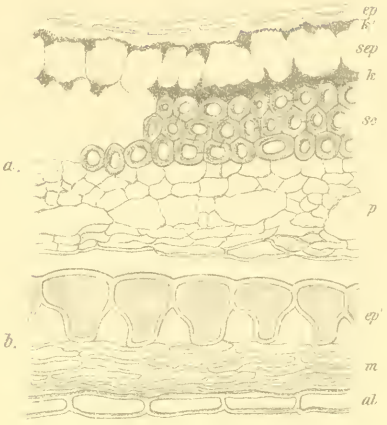
Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

6.a.

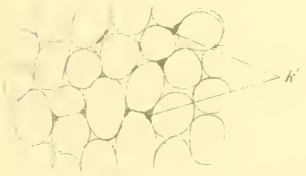


b.

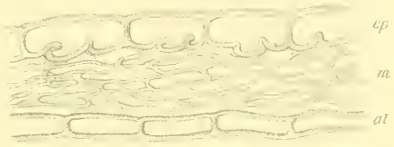
8.



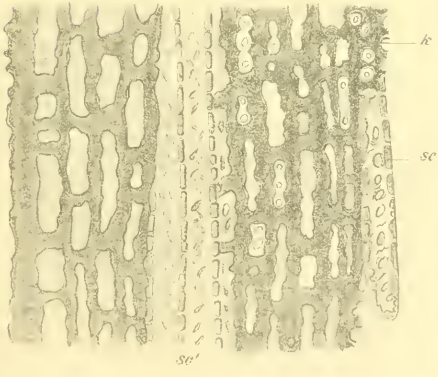
10.



9.



11.



7.

T.F. Hanausek delin.